ACTA UNIVERSITATIS UPSALIENSIS

Abstracts of Uppsala Dissertations in Science

50

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SPIOMORPHEN POLYCHAETEN

Von

LARS ORRHAGE

UPPSALA 1964

1. Bo Jung: Experimental Studies of Nuclear Levels in Some Neutron Deficient Thallium and Mercury Isotopes. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
2. Arne G. B. Strömberg: Tectonic Studies on a Part of the Southern Caledonides of Sweden. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
3. Arne Johansson: Elastic and Inelastic Scattering of High Energy Protons by Nuclei. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
4. Karl-Erik Eriksson: On Electromagnetic Scattering Processes at High Energies. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
5. Anders Rapp: Studies of the Postglacial Development of Mountain Slopes. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
6. Zbigniew Grabowski: Nuclear Characteristics Derived from Directional Correlation and Resonant Scattering Experiments. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
7. Tito Suter: Single Particle and Collective Aspects of Some Odd-A Nuclei. Studies of decay schemes by high resolution and coincidence spectrometers. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
8. Pilar Reyes-Suter: Experimental Studies of Nuclear Levels and Transition Probabilities. 1961. Price Sw. Cr. 2: —.
9. Börje Larsson: On the Application of a 185 MeV Proton Beam to Experimental Cancer Therapy and Neurosurgery. 1962. Price Sw. Cr. 4: —.
10. Mohamed Saad Ahmed El-Nesr: Studies of Nuclear Structure by Electron-Gamma Directional Correlation and Coincidence Measurements. 1962. Price Sw. Cr. 4: —.
11. B. Erik Karlsson: Studies of Excitation Modes of Atomic Nuclei by Means of Magnetic Moment Determinations and General Decay Investigations. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
12. Bengt v. Hofsten: Some Aspects of the Growth and Enzyme Formation of *Escherichia Coli*. 1962. Price Sw. Cr. 4: —.
13. Göran Bergson: Some New Aspects of Organic Disulphides, Diselenides and Related Compounds. 1962. Price Sw. Cr. 6: —.
14. Ingrid U. Olsson: A Study of some Problems Connected with C^{14} Dating. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
15. John-Erik Thun: Studies of Nuclear Properties and Decay Modes of Radioactive Nuclei. Directional correlation and coincidence investigations. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
16. Sigvard Axensten: Atomic Beam Investigations of Radioactive Polonium, Bismuth, Thallium and Tellurium Isotopes. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
17. Olle Hörnfeldt: Studies of Atomic Level Energies and Auger Spectra. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
18. Gösta Zetterberg: On Mutagenesis in Ophiostoma. 1962. Price Sw. Cr. 2: —.
19. Sven Svennerstedt: Studies of Linear and Toroidal Pinch Discharges. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SPIOMORPHEN POLYCHAETEN

INAUGURALDISSERTATION

DIE MIT GENEHMIGUNG DER
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT ZU UPPSALA ZUR ERLANGUNG
DER DOKTORWÜRDE AM 8. DEZEMBER 1964 UM 10 UHR VORMITTAGS
IM HÖRSAAL DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS
ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

von

LARS ORRHAGE
FIL. LIC., GÖTEB.

UPPSALA 1964
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB

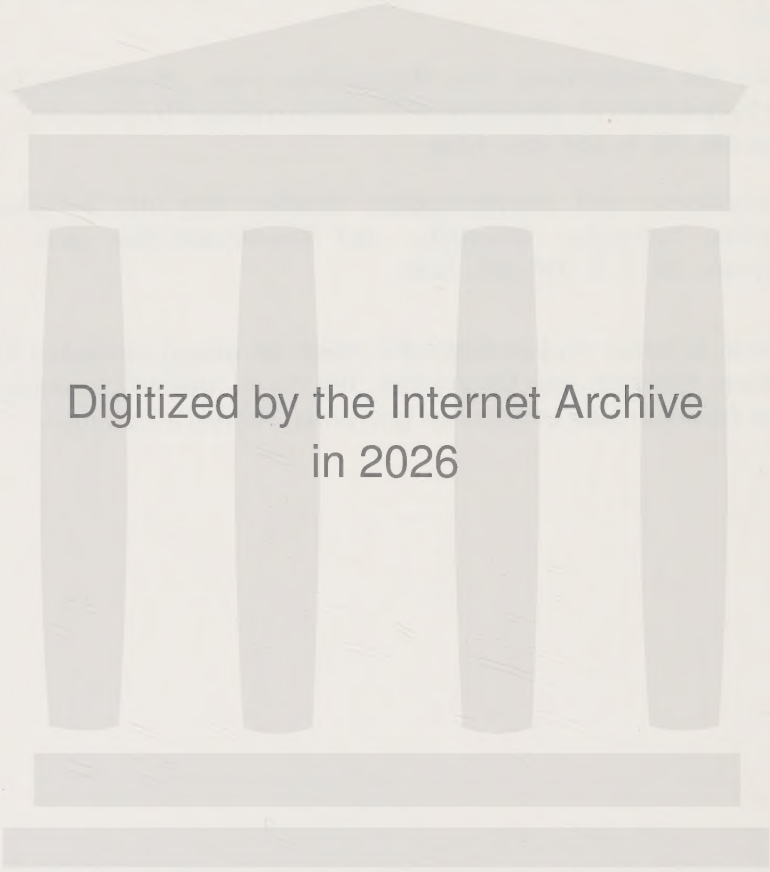
Diese Schrift gibt eine Zusammenfassung der Resultate, die vom Verfasser früher in folgenden Arbeiten dargelegt wurden:

I. Über die äussere Morphologie der Familie Apistobranchidae Mesnil und Caullery (Polychaeta sedentaria). *Zool. Bidr. Uppsala, 33*, S. 423–446. 1962.

II. Über das Vorkommen von Muskelzellen vom „Nematoden-Typus" bei Polychaeten als phylogenetisch-systematisches Merkmal. *Zool. Bidr. Uppsala, 35*, S. 321–327. 1962.

III. Anatomische und morphologische Studien über die Polychaetenfamilien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae. *Zool. Bidr. Uppsala, 36: 3*, S. 335–405. 1964.

Auf diese Arbeiten wird im folgenden durch die obigen römischen Ziffern hingewiesen. Hinweise auf den grössten Teil der in diesem Zusammenhang aktuellen Literatur sind in den oben genannten Schriften zu finden.


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548909_0050

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SPIOMORPHEN POLYCHAETEN

von

LARS ORRHAGE

Inhalt

I. Einleitung 5

II. Material und Methoden 6

III. Beobachtungen und Schlussfolgerungen 7

A. Äussere Morphologie 7

1) Die Familie Apistobranchidae 7

2) Die Familien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae 8

B. Anatomie und Histologie 9

C. Die Familien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae als systematische Einheiten 11

D. Unterfamilien innerhalb der Spionidae s. str. 12

E. Über die Verwendung des Vorkommens, bzw. Fehlens von primitiven (=phylogenetisch alten) Merkmalen für systematische Zwecke 13

Literatur 15

I. Einleitung

Hatscheks (1893) Unterordnung Spiomorpha umfasste die Familien Spionidae, Ariciidae, Chaetopteridae, Pherusidae (=Chlorhaemidae) und Opheliidae. Die Gattungen *Disoma* Örsted, *Magelona* F. Müller und *Paraonis* Grube wurden damals in die Familie Spionidae eingereiht, die Gattungen *Aricidea* Webster und *Apistobranchus* Levinsen stellte man zur Familie Ariciidae und die Gattung *Poecilochaetus* Claparède wurde als zu der einen oder anderen dieser beiden Familien gehörig betrachtet.

Für *Apistobranchus* errichteten Mesnil und Caullery 1898 die Familie Apistobranchidae, für *Aricidea* und *Paraonis* schuf Cerruti 1909 die Familie Paraonidae und Mesnil vereinigte 1897 *Disoma* und *Poecilochaetus* zur Familie Disomidae, aus der Hannerz 1956 *Poecilochaetus* ausschied und

für diese Gattung die Familie Poecilochaetidae aufstellte. Für *Magelona* hatten Cunningham und Ramage bereits 1888 die Familie Magelonidae errichtet, die aber nicht überall akzeptiert wurde. (Somit stellt McIntosh noch 1915 *Magelona* zu den Spionidae.) Mit Einschluss dieser in der moderneren Literatur gewöhnlich akzeptierten Familien umfasst Hatscheks Unterordnung Spiomorpha also die Familien Spionidae Sars, Disomidae Mesnil sensu Hannerz, Poecilochaetidae Hannerz, Apistobranchidae Mesnil und Caullery, Magelonidae Cunningham und Ramage, Ariciidae Audouin und Milne-Edwards, Paraonidae Cerruti, Chlorhaemidae Malmgren, Chaetopteridae Audouin und Milne-Edwards und Opheliidae Grube.

Eine bestimmte Grenze zwischen spiomorphen und drilomorphen Polychaeten zu ziehen, dürfte nicht möglich sein. Man ersieht das z. B. daraus, dass gewisse Familien (es gilt das nicht zum geringsten der Familie Chlorhaemidae) als bald der einen, bald der anderen dieser beiden Gruppen von Familien zugezählt worden sind. Nichtsdestoweniger ist aber der Ausdruck spiomorphe Polychaeten ein allgemein bekannter und praktisch verwendbarer Kollektivbegriff und er umfasst in der vorliegenden Schrift die oben genannte „Modernisierung" von Hatscheks Unterordnung Spiomorpha unter Ausschluss der Familie Opheliidae.

Obwohl im Laufe der Jahre eine grosse Anzahl verdienstvoller Arbeiten über die spiomorphen Polychaeten erschienen ist, muss unser gegenwärtiges Wissen über diese Tiergruppe als sehr mangelhaft bezeichnet werden. Dies gilt sowohl für die äussere Morphologie als auch, und besonders, die Anatomie. Als Beispiele der negativen Folgen unseres unzureichenden Wissens auf diesem Gebiet mögen hier erwähnt werden: Söderströms und Hanströms fruchtlose Diskussion über die Innervation der Palpen bei den Familien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae (vgl. III: S. 340–342 mit III: S. 346), Jeeners Verallgemeinerungen über den Bau und die Phylogenie des Vorderdarmes (III: S. 362–364, 367) und Dales' Charakterisierung und Umklassifizierung der Polychaeten (III: S. 367).

Diese Schrift beabsichtigt zu einem breiteren Wissen über die Morphologie (I, III) und Anatomie (II, III) der spiomorphen Polychaeten beizutragen. Sie enthält auch einen Versuch, den phylogenetisch-systematischen Wert einiger in diesem Zusammenhang aktuellen Merkmale zu diskutieren.

II. Material und Methoden

Indem ich die an der schwedischen Westküste gelegenen, meeresbiologischen Stationen (III: S. 338) als Basis benutzte, habe ich im Gullmar-Gebiet, im Skagerrak und im Kattegatt Material vor allem von den Familien Spionidae, Disomidae, Poecilochaetidae und Apistobranchidae, aber

auch von den Familien Magelonidae, Ariciidae, Paraonidae, Chlorhaemidae, Chaetopteridae und Cirratulidae gesammelt (I: S. 430. III: S. 338). Für das Studium dieser Familien wie auch für vergleichende Studien der Familien Terebellidae, Ampharetidae, Amphictenidae und Maldanidae stand mir auch Material aus den Sammlungen des Zoologischen Instituts in Uppsala zur Verfügung (III: S. 338). Dank dem Zuvorkommen von Seiten des Zoologischen Instituts in Lund und des Reichsmuseums in Stockholm hatte ich ausserdem Gelegenheit, Material aus dem Öresund und aus dem Nördlichen Eismeer zu studieren (I: S. 436).

Bei der Herstellung der für das Studium der Anatomie nötigen Schnittserien wurden die traditionellen histologischen Färbungsmethoden verwendet. Versuche mit Silberimprägnierung und mit Vitalfärbung gaben negative Resultate (III: S. 338). Von statistischen Methoden kamen Korrelationsanalyse und Prüfung nach der t-Verteilung zur Anwendung (I: S. 438–441).

III. Beobachtungen und Schlussfolgerungen

A. Äussere Morphologie

1) *Die Familie Apistobranchidae*

Ein Vergleich der Arbeiten, in denen früher die äussere Morphologie der Familie Apistobranchidae eingehender behandelt wurde (I: S. 423–426), hat den Bedarf nach einer in dieser Beziehung einheitlichen Terminologie gezeigt. Eine solche, nicht zum wenigsten auf meine anatomischen Untersuchungen begründete Terminologie ist auch vorgeschlagen worden (I: Textfig. 1 und S. 424–426). — Eine eingehendere kritische Untersuchung der von E. Wesenberg-Lund 1951 für die Errichtung der *Skardaria fragmentata* als neue Art angeführten Argumente hat gezeigt, dass diese mit *Apistobranchus tullbergi* synonym ist (I: S. 427–428). — Auf Grund von Material von einer und derselben Population eines im östlichen Skagerrak (Station Nr. 1 des Verfassers, vgl. I: S. 444–445) gefundenen Apistobranchiden, welche Population ich in den Jahren 1958–1960 zu allen Jahreszeiten studieren konnte, wurde eine neue Art, *Apistobranchus tenuis*, beschrieben (I: S. 429–436). Dieser Beschreibung liegt auch von der Skagerrak-Expedition 1933 und von mir selbst im Kattegatt gesammeltes Material zugrunde (I: S. 445). *Apistobranchus tenuis* unterscheidet sich von *A. tullbergi* hauptsächlich durch die geringere Grösse, durch das Fehlen von intermediären Cirren (I: Textfig. 1) am 7. Segment und durch das Fehlen von Notopodien an den Segmenten 7 bis 10. — Statistische Analysen (I: S. 438–441) sowohl an meinem eigenen Material von *Apistobranchus tenuis* aus Skagerrak und Kattegatt als an mir zur Verfügung gestelltem Material von *A. tullbergi* aus dem Öresund haben es als sehr wahrscheinlich erwiesen, dass zwischen

dem allgemeinen Wachstum des Körpers einerseits und der Zahl der Lappen der Neuropodiallamelle des 7. Segmentes und der Anzahl der, intermediäre Cirren und Notopodien tragenden Segmente im Vorderende andrerseits eine nahe Beziehung besteht (I: S. 438–441). Durch im Zusammenhang damit angestellte Vergleiche zwischen dem Material aus Skagerrak und Kattegatt und dem aus dem Öresund (I: S. 440, 442–443) wurde hervorgehoben, dass die beiden Materiale in Bezug auf die Zahl der Lamellenlappen der Neuropodiallamelle des 7. Segmentes taxonomisch nicht getrennt sind, dass sich aber erwachsene (= geschlechtsreife) Tiere der beiden Arten stets durch die Verschiedenheiten im Vorkommen von intermediären Cirren und Notopodien im Vorderende unterscheiden. — Wenn auch das oben Angeführte einen Beleg für eine Diskontinuität in der Verbreitung von *Apistobranchus tullbergi* bildet und somit die Deutung der Fauna des Öresunds als eine marin-glaziale Reliktfauna (vgl. Lönnberg 1898, v. Hofsten 1913, Björck 1915, Eliason 1920, Brattström 1941) stützen zu können scheint, habe ich keine Veranlassung gesehen, auf dieses umstrittene Problem einzugehen.

2) *Die Familien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae*

Ich habe mich gezwungen gesehen, zur Möglichkeit der Verwendung von Vorkommen, bzw. Fehlen von Occipitaltentakel und seitlichen Auswüchsen des Prostomiums („cornes frontales") für systematische Zwecke eine ablehnende Stellung einzunehmen. Auch die Form der Analcirren dürfte in diesem Zusammenhang nur eine untergeordnete Rolle spielen (III: S. 386). — Bei einer grossen Zahl von sedentären Polychaetenfamilien sind im Vorderende zwei, mit einer ziliierten Rinne versehene Palpen vorhanden. Ich habe feststellen können, dass derartige Rinnen an den Palpen der Gattungen *Nerine* und *Nerinides* (Spionidae) fehlen. Es ist dies als eine sekundäre Veränderung gedeutet worden (III: S. 388–389). — Gewisse frühere Angaben über Form und Lage von bei den Spioniden auf einer wechselnden Zahl von Segmenten des Vorderendes vorkommenden dorsalen Sinnesorganen wurden vervollständigt und berichtigt (III: S. 356–359). — Auch gewisse frühere Angaben über die bei Spioniden (wie auch bei Apistobranchiden [I: S. 430–431]) vorkommenden dorsalen Flimmerbänder mussten berichtigt und vervollständigt werden (III: S. 381–382, Textfig. 6). Betreffs des eventuellen phylogenetisch-systematischen Wertes dieser Organe wird auf die Punkte E 3) und E 4) weiter unten verwiesen. — Im Zusammenhang mit der Beschreibung der Lateralorgane bei Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae (III: S. 360–362) wurde auf ihre abweichende Form bei der zuletzt genannten Familie hingewiesen (III: S. 362). Betreffend den histologischen Bau dieser Organe wird auf Punkt B 2) weiter unten verwiesen. — Die von früheren Verfassern behaupteten

näheren Übereinstimmungen in der äusseren Form der Weichteile der Parapodien bei den Gattungen *Disoma* und *Poecilochaetus* wurden als nicht vorhanden nachgewiesen (III: S. 387–388). Es wurde weiterhin gezeigt, dass die auf der Ventralseite von *Disoma* vorkommenden Auswüchse, die früher als Kiemen gedeutet wurden, epidermale Fortsätze darstellen, die zahlreiche Ausläufer der im Anschluss an die Bauchkette liegenden Ganglienzellen enthalten (III: S. 387).

B. Anatomie und Histologie

1) *Die Topographie des Nervensystems*

In der Absicht, gewisse in der Literatur vorkommende widersprechende Angaben aufzuklären (III: S. 338–343) und um überhaupt unser Wissen auf diesem Gebiet zu erweitern, wurde die Topographie des zentralen Nervensystems bei verschiedenen Vertretern der hier aktuellen Familien untersucht und beschrieben. Dabei konnte festgestellt werden, dass bei Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae das zentrale Nervensystem im Vergleich mit dem bei anderen spiomorphen Polychaeten relativ einheitlich gebaut ist (III: S. 353). Indessen weicht die Familie Disomidae von den Familien Spionidae und Poecilochaetidae durch eine andersartige Innervation der Palpen ab und somit auch durch die Rolle, die die auf den hinteren Schlundkonnektiven gelegenen Dorsalganglien spielen, während die Unterschiede zwischen der Familie Poecilochaetidae einerseits und den Familien Spionidae und Disomidae andrerseits hauptsächlich mit der Innervation der Nuchalorgane zu tun haben (III: S. 353). Gewisse besondere Ähnlichkeiten in Bezug auf das zentrale Nervensystem, teils zwischen Vertretern der Gattungen *Nerine* und *Nerinides* (die Palpennerven vom hinteren Schlundkonnektiv [III: S. 350]), teils zwischen den Gattungen *Laonice* und *Prionospio* (Verlauf der oesophagealen Nerven und der Nerven zur Mundöffnung) sowie zwischen *Spiophanes* und *Prionospio* (die bei der Verschmelzung mit dem Nuchalnerven auftretende Aufspaltung des hinteren Schlundkonnektivs) sind hervorgehoben worden (III: S. 351–352).

2) *Die Histologie der Lateralorgane*

Die innere Struktur der Lateralorgane ist bei Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae studiert worden, wobei zwischen den beiden erstgenannten Familien in dieser Beziehung eine grosse Übereinstimmung festgestellt werden konnte. Bei *Poecilochaetus* dagegen weicht die Anordnung der rezipierenden Elemente dieser Organe von der entsprechenden bei Spionidae und *Disoma* ab (III: S. 360–362).

3) *Der Vorderdarm*

Der Bau des Vorderdarmes wurde für verschiedene Spioniden, für *Disoma* und für *Poecilochaetus* beschrieben (III: S. 364–367). Dabei konnte festgestellt werden, dass es unter den hier aktuellen Gattungen solche gibt, die eine gut entwickelte Schlundtasche und im Anschluss daran einen kräftigen ventralen Muskelbulbus haben (*Prionospio*, *Laonice*, *Spiophanes*), sowie auch solche ohne eigentliche Tasche und Bulbus (*Nerine*, *Nerinides*, *Disoma*) und alle dazwischen liegenden Abstufungen und Übergänge (III: S. 367). Vgl. Punkt E 5) unten.

4) *Die Körperhohlräume*

Die Körperhohlräume im Vorderende von Spionidae und Disomidae sind vor allem dadurch charakterisiert, dass sich die prostomiale Höhle in der Form eines im Anschluss an die Ventralseite des Darmes verlaufenden Kanals vom äussersten Vorderende bis an die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm erstreckt (III: S. 370–372). Eine derartige Anordnung konnte ich bei der Familie Apistobranchidae feststellen, und Angaben in der Literatur scheinen zu belegen, dass ähnliche Verhältnisse auch bei gewissen Archianneliden zu finden sind (III: S. 372). Bei *Poecilochaetus* sowie bei den übrigen spiomorphen Polychaeten sind die Körperhohlräume des Vorderendes anders ausgebildet. Da hinreichende anatomische Daten über die Ontogenie der Spioniden und Disomiden nicht zur Verfügung stehen, war es nicht möglich, zur eventuellen coelomatischen Natur dieser, durch Form und Lage eigentümlichen, prostomialen Körperhöhle Stellung zu nehmen (III: S. 372). — Jede Palpe eines Spioniden, Disomiden oder Poecilochaetiden enthält zwei von Endothel ausgekleidete Hohlräume, einen lateralen und einen mehr median gelegenen. Bei fast allen von mir untersuchten Spioniden wie auch bei *Disoma* und *Poecilochaetus* konnte ich feststellen, dass zwischen dem medianen Palpenhohlraum und der prostomialen Körperhöhlung eine innen mit dünnen Plasmafortsätzen ausgekleidetes Verbindungsrohr vorhanden ist. Es scheint dies eine für die genannten Formen eigenartige Einrichtung zu sein. (Bei Chlorhaemiden, Cirratuliden, Chaetopteriden, Magelioniden und Apistobranchiden konnte nichts Entsprechendes gefunden werden.) (III: S. 376.) Die Poecilochaetidae unterscheiden sich jedoch von Disomidae und Spionidae in Bezug auf die Anordnung der an den proximalen Partien der Palpen vorhandenen Muskulatur (III: Textfig. 9 und S. 376).

5) *Die Nephridien*

Nach Söderström (1920) sollte bei *Scolelepis* und *Nerine* der Unterschied im Bau der atoken und epitoken Nephridien sehr gering sein und weiter

sollte der Bau der Nephridien bei *Disoma* mit dem bei *Poecilochaetus* übereinstimmen. Nach meinen Untersuchungen unterscheidet sich bei *Nerine* (aber nicht bei *Scolelepis*) das epitoke Nephridium durch das Vorkommen einer urnenähnlichen Erweiterung auf dem Kanal markant von dem atoken, und sowohl die atoken als die epitoken Nephridien bei *Disoma* weichen von den entsprechenden Organen bei *Poecilochaetus* in äusserst auffallender Weise ab (III: S. 376–378).

6) *Die Genitalprodukttaschen*

Die Natur und Bildungsweise der innerhalb der Gattungen *Laonice*, *Prionospio* und *Spiophanes* zwischen den Parapodien auf beiden Seiten des Tieres und bei beiden Geschlechtern vorkommenden, lateralen, epitoken Ausbuchtungen (der Genitalprodukttaschen nach Söderström) ist in verschiedener Weise gedeutet worden. Die Resultate meiner Untersuchungen bilden keine Stütze für Söderströms (1920) Auffassung, sondern sprechen eher für die Richtigkeit von Möbius' (1875) Beobachtungen (III: S. 379–381).

7) *Die Muskulatur*

Söderström hat nachgewiesen, dass innerhalb der Familie Spionidae, im Gegensatz zum Verhalten bei *Disoma* und *Poecilochaetus*, die Ringmuskelfäden in jedem Segment in ein unter dem dorsalen Flimmerband (vgl. unter Punkt A 2) oben) gelegenes Band gesammelt sind. Nach meinen Beobachtungen fehlen jedoch bei *Spiophanes kröyeri* (im Gegensatz zu *S. bombyx*) eigentliche Ringmuskelbänder im Vorderende und bei keiner der von mir untersuchten Arten von *Prionospio* reichen die Muskelbänder dorsal bis zur Medianlinie (III: S. 382). Betreffs des phylogenetisch-systematischen Wertes des Vorkommens bzw. Fehlens dieser Ringmuskelbänder verweise ich auf Punkt E 3) unten. — Teilweise in Übereinstimmung mit Söderström (1920) habe ich gefunden, dass die Zellen in der Längsmuskulatur bei den meisten der von mir studierten Spioniden (aber nicht bei *Nerine bonnieri* und *N. foliosa* [III: S. 383]) wie bei *Disoma* und *Poecilochaetus* vom „Nematoden-Typus" sind (II: S. 321–322, III: S. 383). Durch das Studium von Schnitten hauptsächlich von sedentären Polychaeten und durch Literaturstudien konnte festgestellt werden, dass derartige Zellen unter den Protostomien weit verbreitet sind (II: S. 322–325). Vgl. Punkt E 1) unten. Für die Schliessmuskeln der Palpen wird auf Punkt B 4) oben verwiesen.

C. Die Familien Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae als systematische Einheiten

Innerhalb der Sedentaria dürften die oben genannten drei Familien eine gut begrenzte Gruppe bilden. Als Stütze dieser Auffassung wurde, ausser

den Resultaten von HANNERZ' (1956) Untersuchungen der larvalen Morphologie und der bei den meisten Spioniden wie auch bei *Disoma* und *Poecilochaetus* vorkommenden, besonders geformten Eimembran, der allgemeine Bau des Nervensystems (III: S. 353) und die Konfiguration der proximalen Teile der Palpenhohlräume angeführt (III: S. 376).

Jedoch unterscheiden sich *Disoma* und *Poecilochaetus* von den Spioniden nicht zum mindesten durch die Form der Parapodien (III: S. 387), durch das Vorkommen von Pinselborsten bzw. Federborsten (III: S. 384) und durch die verschiedenartigen Innervationen der Palpen, bzw. der Nuchalorgane (III: S. 353–354) sowie im Falle von *Poecilochaetus* durch den Bau der Nuchalorgane (III: S. 360) und der Lateralorgane (III: S. 362). Dies, zusammen teils mit den Resultaten von HANNERZ' Studien über die Morphologie der Larven und teils mit dem durch mich gelieferten Nachweis, dass SÖDERSTRÖMS Hauptargument für die Einreihung von *Disoma* und *Poecilochaetus* unter die Spioniden, nämlich das Vorkommen von Muskelzellen vom „Nematoden-Typus", in diesem Zusammenhang als ein phylogenetisch-systematisches Merkmal von untergeordneter Bedeutung zu betrachten ist (II: S. 325, III: S. 383) (vgl. Punkt E 1) unten), bildet den Grund meiner Auffassung, dass weder *Disoma* noch *Poecilochaetus* in die Familie Spionidae einzureihen ist.

In Betracht davon, dass ich nachgewiesen habe, dass die Merkmale, welche von früheren Verfassern als *Disoma* und *Poecilochaetus* eigentümlich und gemeinsam angeführt worden sind, entweder nicht bei beiden Gattungen angetroffen werden oder nicht nur ihnen, sondern auch Vertretern anderer Polychaeten-Familien gemeinsam sind (III: S. 390–392), sowie davon, dass nachgewiesen wurde, dass die Innervation der Palpen und der Nuchalorgane (III: S. 353–354, 393) sowie die Ausgestaltung der Körperhohlräume (III: S. 371, 372, 374, 393) und die Anordnung der Muskulatur an den proximalen Teilen der Palpenhohlräume (III: S. 373, 374, 376, 393) bei *Disoma* und *Poecilochaetus* verschieden ist, habe ich mich HANNERZ' Auffassung von Disomidae und Poecilochaetidae als getrennter systematischer Einheiten anschliessen müssen (III: S. 394).

D. Unterfamilien innerhalb der Spionidae s. str.

Verschiedene anatomische Daten ergeben, dass SÖDERSTRÖMS (1920) Unterfamilien Spioninae und Laonicinae als gut abgegrenzte systematische Einheiten zu betrachten sind (III: S. 395). Es wurde aber nachgewiesen, dass die Gattungen *Nerine* und *Nerinides* spezialisiert und im Verhältnis zur Gattung *Scolelepis* in vieler Hinsicht sekundär stark verändert sind (III: S. 396). Aus diesem Grund erscheint SÖDERSTRÖMS Unterfamilie Nerininae als

nicht einheitlich und sie wurde in die beiden Unterfamilien Scolelepidinae nov. und Nerininae gespaltet.

E. Über die Verwendung des Vorkommens bzw. Fehlens von primitiven (= phylogenetisch alten) Merkmalen für systematische Zwecke

1) Die weite Verbreitung von Muskelzellen vom „Nematoden-Typus" innerhalb der Anneliden, ja innerhalb der Protostomia überhaupt, dürfte nahelegen, dass dieser Zellentypus ein ursprüngliches Merkmal darstellt (II: S. 325). Ebenso wie das blosse Vorkommen dieses Merkmals nicht alle Formen, bei denen es sich erhalten hat, systematisch zusammenhalten kann (eine auf diesen Grund charakterisierte und begrenzte Polychaeten-Familie wäre eine Absurdität), so kann sein Vorkommen auch nicht nur *gewisse* dieser Formen zusammenhalten: Söderströms Hauptargument für die Vereinigung der Familien Spionidae und Disomidae sensu Mesnil ist also nicht tragfähig (II: S. 325). Andrerseits kann aber das blosse Fehlen des primitiven Merkmals bei den Formen, die es verloren haben, auch nicht eine nähere gegenseitige Vereinigung dieser Formen motivieren, denn, wenn dies der Fall wäre, würden wir z. B. gezwungen sein *Nerine bonnieri* und *N. foliosa* (aber nicht *N. cirratulus*) aus der Familie Spionidae auszuheben und in eine andere Familie einzureihen, bei welcher dieses primitive Merkmal ebenfalls verschwunden ist (III: S. 383).

2) Die Kapuzenborste dürfte wegen ihrer speziellen Konstruktion und ihrer gleichzeitig weiten Verbreitung innerhalb der Polychaeta (die Familien Spionidae, Magelonidae, Capitellidae, Paraonidae, Cirratulidae, Eunicidae) wenigstens innerhalb der genannten Tiergruppe ursprünglich sein (III: S. 384). Analog mit dem oben über die Muskelzellen vom „Nematoden-Typus" Gesagten braucht der Umstand, dass die Kapuzenborste bei vielen Formen verschwunden (oder verändert worden) ist, an sich nicht auf eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen Formen zu deuten (III: S. 384). Das alleinige Fehlen von Kapuzenborsten bei *Disoma* und *Poecilochaetus* ist somit kein Argument für die Aufrechterhaltung der Familie Disomidae sensu Mesnil. Als ein Beispiel dafür, dass innerhalb einer und derselben, aus anderen Gründen als gut abgegrenzt betrachteten Familie das oben genannte, wahrscheinlich ursprüngliche Merkmal Veränderungen erleiden kann, führe ich hier die Tatsache an, dass die Hakenborsten bei *Spiophanes kröyeri* (aber nicht bei *Spiophanes bombyx*) der Kapuze entbehren.

3) Auf Grund theoretischer Überlegungen über die Organisation der Trochophora, die neuerdings in der phylogenetischen Diskussion wieder positive Beachtung gefunden haben (Remane 1950, S. 21), meinte Söderström (1920), dass die bei den Spioniden s. str. vorkommenden dorsalen Flimmerbänder und die unter denselben gelegenen Ringmuskelbänder

primitive Merkmale wären. Das Fehlen dieser organisatorischen Züge sollte — immer noch nach Söderström — *Disoma* und *Poecilochaetus* mit einander vereinigen und sie von den Unterfamilien Nerininae, Laonicinae und Spioninae abgrenzen (III: S. 381–382). Im Obigen ist indessen mit Hilfe anderer morphologischer und anatomischer Argumente nachgewiesen worden, dass diese beiden Gattungen, jede für sich, eine Familie repräsentieren dürften, und bezüglich *Spiophanes kröyeri* habe ich hervorgehoben, dass bei dieser Art im Vorderende (im Gegensatz zum Hinterende) sowohl eigentliche dorsale Flimmerbänder als Ringmuskelbänder fehlen (III: S. 382). Die letzte Konsequenz der grossen Bedeutung, die früher diesen, als primitiv betrachteten Merkmalen zugeschrieben wurde, wäre dann, dass Vorder- und Hinterende von *Spiophanes kröyeri* verschiedenen Familien zuzuweisen wären.

4) Gemäss Söderströms oben erwähnten Theorien über die Trochophora wäre das Vorkommen von metamer wiederholten Dorsalorganen ein primitives Merkmal, während das Vorkommen von nur Nuchalorganen das Resultat sekundärer Veränderungen wäre (III: S. 356). Im Vergleich mit den übrigen morphologischen und anatomischen Daten innerhalb der Spionidae erscheint die Ausgestaltung der Sinnesorgane der Dorsalseite (III: S. 355 ff.) nicht als ein Merkmal, das für sich allein einer Aufteilung der Spionidae in Unterfamilien zugrunde gelegt werden kann (III: S. 359–360).

5) Bei vielen sedentären Polychaeten-Familien (Spionidae, Poecilochaetidae, Terebellidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Cirratulidae, Maldanidae, Chlorhaemidae) ist ein ventral vom Vorderdarm gelegener, in Form und Lage gleichartiger Muskelbulbus nachgewiesen worden (III: S. 364 ff.). Wegen der anatomischen Ähnlichkeit und der weiten Verbreitung muss dieser Muskelbulbus wie auch die im Zusammenhang damit vorkommende Schlundtasche als ein, wenigstens innerhalb der Sedentaria, ursprüngliches Merkmal gedeutet werden (III: S. 369). In Analogie mit dem oben unter den Punkten 1)–4) Gesagten dürfte das blosse Vorkommen oder Fehlen dieser Organe bei sedentären Polychaeten an und für sich kaum einen stabilen Grund für die Unterscheidung systematischer Kategorien höheren Ranges darstellen, andrerseits könnte das Fehlen bzw. Vorkommen dieses wie auch anderer primitiver Merkmale z. B. beim Vergleich einander im übrigen relativ nahestehender Gattungen einen Hinweis liefern können, ob die eine Gattung im Vergleich mit der anderen als mehr oder weniger sekundär verändert betrachtet werden kann (III: S. 370).

Es sei mir hier gestattet, meinem Hauptlehrer der Zoologie, Professor Gösta Jägersten, für das aktive Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, für seine Ermunterung und für seine Stütze meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Für unschätzbare Hilfe und anregende Diskussionen danke ich auch meinen übrigen Lehrern der Zoologie sowie meinen Kollegen an verschiedenen Instituten.

In besonderer Dankesschuld stehe ich zu Professor Nils von Hofsten für die Zeit und das Interesse, das er als Redakteur der *Zoologiska Bidrag från Uppsala* meiner Arbeit gewidmet hat.

Viel Dank schulde ich auch den Stäben an Kristinebergs Zoologiska Station und Klubbans Zoologiska Station, Frau Kerstin Edenquist für technische Hilfe, sowie Professor Otto Zdansky für die Übersetzung meiner Manuskripte ins Deutsche.

Schliesslich, aber nicht zum wenigsten: Die ermunternde Geduld, die Margareta, meine Frau, gezeigt hat, und ihre aktive Unterstützung im Laufe der Arbeit mit dieser Abhandlung waren zwei, für deren Entstehung ausschlaggebende Voraussetzungen.

Finanzielle Hilfe gaben: die Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Uppsala, der Schwedische Naturwissenschaftliche Forschungsrat, der Hierta-Retzius Fonds für wissenschaftliche Forschung, Hjalmar Théels Fonds und Euréns Fonds.

Literatur

Björck, W., 1915. Crustacea Malacostraca och Pantopoda. Biologisk-faunistiska undersökningar av Öresund, II. *Lunds Univ. Årsskr. N. F., Afd.* 2, *Bd. 11, Nr. 7*, S. 1–98.

Brattström, H., 1941. Studien über die Echinodermen des Gebietes zwischen Skagerrak und Ostsee, besonders des Öresundes, mit einer Übersicht über die physische Geographie. Untersuchungen aus dem Öresund, XXVII. Diss. Lund 1941.

Cerruti, A., 1909. Contributo all'Anatomia, biologia e sistematica delle Paraonidae (Levinsenidae) con particolare riguardo alle specie del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Sta. Neapel, 19: 3*, S. 459–512.

Cunningham, J. T. & Ramage, G. A., 1888. The Polychaeta Sedentaria of the Firth of Forth. *Trans. roy. Soc. Edinb., 33: 3*, S. 635–684.

Eliason, A., 1920. Polychaeta. Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund, V. *Lunds Univ. Årsskr. N. F., Avd. 2, Bd. 16, Nr. 6*, S. 1–107.

Hannerz, L., 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Uppsala, 31*, S. 1–204.

Hatschek, B., 1893. System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht. *Lotos, 13*, S. 123–126.

v. Hofsten, N., 1913. Glaciala och subarktiska relikter i den svenska faunan. *Pop. Naturvetensk. Revy, 3*, S. 1–20.

Lönnberg, E., 1898. Undersökningar rörande Öresunds djurlif. *Medd. LandtbrStyr., Stockh., 43*, S. 1–76.

McIntosh, W. C., 1915. A monograph of the British marine Annelids. Vol. III, Part I, *Ray Society*, S. 1–368.

Mesnil, F., 1897. Études de morphologie externe chez les Annélides II. Remarques complémentaires sur les Spionidiens. — La famille nouvelle des Disomidiens. — La place des Aonides (sensu Tauber, Levinsen). *Bull. sci. Fr. Belg., 30*, S. 83–100.

Mesnil, F. & Caullery, M., 1898. Études de morphologie externe chez les Annélides IV. La famille nouvelle des Levinseniens. Révision des Ariciens. Affinités des deux familles. Les Apistobranchiens. *Ibid., 31*, S. 125–150.

Möbius, K., 1875. Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt. V. Vermes. *Jahresber. Comm. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel f. d. Jahre 1872 u. 1873*. Berlin 1875, S. 154–172.

Remane, A., 1950. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. *Verhandl. d. deutschen Zoologen, Mainz 1949*, S. 16–23.

Söderström, A., 1920. Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. Diss. Almqvist & Wiksell, Uppsala, S. 1–286.

Wesenberg-Lund, E., 1951. Polychaeta. *The Zoology of Iceland, II: 19*, S. 1–182.

20. Anna Abolinš-Krogis: The Morphological and Chemical Basis of the Initiation of Calcification in the Regenerating Shell of *Helix pomatia* (L.). 1963. Price Sw. Cr. 6: —.

21. Lennart Egardt: On the Leptonic Decays of Strange Particles. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

22. Jan Lindskog: Studies of Nuclear Properties by Coincidence Spectrometer Methods. Decay schemes and transition probabilities. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

23. Eckart Matthias: Experimental and Theoretical Investigations of Perturbed Angular Correlations. 1963. Price Sw. Cr. 4: —.

24. Östen Levin: Electron Microscope Studies on Protein Molecules with Special Reference to the High Molecular Weight Respiratory Proteins. 1963. Price Sw. Cr. 8: —.

25. Werner Schneider: Applications of Digital Computer Techniques to Theoretical Investigations and to the Analysis of Experimental Data in Nuclear Spectroscopy. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

26. Hans Wallin: Studies in Potential Theory. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

27. Paul Gordon Jarvis: Comparative Studies in Plant Water Relations. 1963. Price Sw. Cr. 4: —.

28. Gunnar Tibell: Investigations of Nuclear Structure and Interaction Symmetries with High Energy Protons. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

29. Anna Nilsson: Studies on Occurrence, Estrogenic Activity and Metabolism of Plant Estrogens, Especially Biochanin A. 1963. Price Sw. Cr. 4: —.

30. Matts Essén: Studies on a Convolution Inequality. 1963. Price Sw. Cr. 2: —.

31. Andreas Ehn: Aspects of Determination in the Spider Embryo. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

32. Peter Weissglas: Electrostatic Waves in Bounded Plasma. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

33. Angelica v. Hofsten: Some Aspects of the Morphogenesis in Ophiostoma. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

34. Kuno Thomasson: Plankton and Environment of North Patagonian Lakes. 1964. Price Sw. Cr. 6: —.

35. Erik Noreland: Studies of Energy Bands in Solids by X-Ray Spectroscopy. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

36. Carl-Olof Jacobson: Experimental Investigations on the Development of the Urodele Brain. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

37. Sven Nilsson: Studies on Freshwater Hyphomycetes. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

38. Elisabet Henriksson: Studies in the Physiology of the Lichen Collema. 1964. Price Sw. Cr. 6: —.

ACTA UNIVERSITATIS UPSALIENSIS

Abstracts of Uppsala Dissertations in Science

Editor: The Dean of the Faculty of Science

---

39. Seth Berglund: Experimental Studies of the Toroidal Pinch, Especially with Axial Magnetic Field Reversal. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

40. Jan Linderberg: Role of Correlation in Electronic Systems. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

41. Olov Bergman: Experimental Studies of Nuclear States and Transitions. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

42. Heikki Amrén: Studies on the Ecology and Taxonomy of Zooplankton, Especially the Rotifers from Spitsbergen. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

43. Martin Johansson: Growth and Alkaloid Production by Claviceps Purpurea (Fr.) Tul. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

44. Per Olof Schörling: Studies of Some Flash X-ray Lines. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

45. Martin Salomon: Perturbed Angular Correlations Studied with the Time Differential Method. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

46. Stig Hagström: Studies of Some Atomic Properties by Electron Spectroscopy. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

47. Tage Sundström: Electromagnetic Transitions in Atomic Nuclei. Experimental Studies of Transition Probabilities and Decay Schemes. 1964. Price Sw. Cr. 4: —.

48. Andreas Vogel: Über die kombinierte Interpretation gravimetrischer und magnetometrischer Störungsfelder. 1964. Price Sw. Cr. 6: —.

49. Bengt Rosén: Limit Theorems for Sums of Random Variables. 1964. Price Sw. Cr. 2: —.

50. Lars Orrhage: Beiträge zur Kenntnis der spiomorphen Polychaeten. 1964. Price Sw. Cr. 6: —.

Doctoral dissertations in Science are published either as monographs or as summaries of articles previously printed. It is these summaries that are collected in the series "Abstracts of Uppsala Dissertations in Science".

Distributed by

Almqvist & Wiksell

Gamla Brogatan 26

STOCKHOLM, SWEDEN

Price Sw. Cr. 6: —.

ALMQVIST & WIKSELL 643139